昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, March 2015, 58(3): 237 - 243　　doi:10.16380/j.kcxb.2015.03.002

性信息素对斜纹夜蛾雄蛾嗅觉相关基因 *abp*, *pbp* 和 *or* 表达的影响

林欣大[1], 劳　冲[2], 姚　云[1], 杜永均[3,*]

(1. 中国计量学院生命科学学院, 杭州 310018; 2. 慈溪市森林病虫防治检疫站, 浙江慈溪 315300;
3. 温州医科大学健康与环境生态研究所, 浙江温州 325035)

摘要:【目的】信息素是个体之间传递信息的重要分子,研究性信息素对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 嗅觉相关基因表达的影响对于增加性信息素作用机理的认识及其应用有重要的意义。【方法】本研究通过实时定量 PCR(qRT-PCR)技术探究在性信息素刺激处理条件下,斜纹夜蛾成虫嗅觉相关基因 *abp*, *pbp* 和 *or* 表达水平的变化;利用性信息素在田间诱捕斜纹夜蛾雄蛾,并通过自动计数器记录每小时诱虫量,从而间接显示其交配行为的节律性。【结果】斜纹夜蛾雄虫触角中嗅觉相关基因 *abp*, *pbp* 和 *or* 的表达具有节律特性。经性信息素化合物(*Z*9, *Z*11-14:OAc + *Z*9, *Z*12-14:OAc)刺激处理后,*abp*, *pbp* 和 *or* 表达量也发生了显著的改变。通过记录田间性信息素诱捕器在一天中不同时间段内诱捕的雄蛾数量,发现诱捕到的斜纹夜蛾也具有节律特性。【结论】基因表达水平上的节律特性可能与雄虫交配活动的节律相关联,说明性信息素处理也在一定程度上改变了其节律及其对性信息素的神经反应。这一结果也首次从基因水平证明性信息素的刺激处理提高了周缘神经系统对性信息素反应的敏感性,有助于我们理解性信息素作用的分子机理,对迷向及性诱和测报应用具有指导意义。

关键词: 斜纹夜蛾; 性信息素; 信息素结合蛋白; 气味受体; 节律; 基因表达

中图分类号: Q966　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2015)03-0237-07

Effects of sex pheromone on the expression of olfactory genes *abp*, *pbp* and *or* in male moths of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae)

LIN Xin-Da[1], LAO Chong[2], YAO Yun[1], DU Yong-Jun[3,*] (1. College of Life Sciences, China Jiliang Universtity, Hangzhou 310018, China; 2. Cixi Station of Forestry Pest Control, Cixi, Zhejiang 315300, China; 3. Institute of Health and Environmental Ecology, Wenzhou Medical University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China)

Abstract:【Aim】Insect pheromones are the chemical molecules for communication between individuals of insects. To better understand their neurological mechanisms and make better application, it is important to study the effect of sex pheromone on the expression of olfactory genes.【Methods】The quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was used to study the changes in the expression levels of olfactory genes *abp*, *pbp* and *or* in *Spodoptera litura* male moths after exposure to synthetic sex pheromone. A newly developed pheromone-based electronic counting system was adopted to monitor the population dynamics of *S. litura* by sex pheromone trapping.【Results】The expression of *abp*, *pbp* and *or* showed circadian rhythm in the antennae of male moths of *S. litura*. The expression levels of *abp*, *pbp* and *or* and their circadian rhythm were significantly affected by the exposure to synthetic sex pheromone (*Z*9, *Z*11-14:OAc + *Z*9, *Z*12-14:OAc). The population dynamics of *S. litura* male moths monitored by sex pheromone trapping also showed clear circadian rhythm.【Conclusion】The circadian rhythm of the gene expression was correlated with that of the male mating behavior. Our results provided the first evidence to elucidate the enhancement of peripheral and central neuronal sensitivity of olfactory system of *S. litura* moths stimulated by sex pheromone at the gene expression level by the exposure of pheromone compounds. These results would be helpful to our understanding of the molecular mechanisms of pheromone recognition, the application of insect pheromone by mating disruption and pest forecasting and

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201203036); 宁波市重大科技项目(2012C10026)

作者简介: 林欣大, 男, 1975 年 7 月生, 浙江绍兴人, 博士, 副教授, 研究方向为昆虫分子生物学与遗传学, E-mail: linxinda@cjlu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: dyj@wzmc.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-10-11; 接受日期 Accepted: 2015-03-05

control by mass trapping with sex pheromone.
Key words: *Spodoptera litura*; sex pheromone; pheromone binding protein; olfactory receptor; circadian rhythm; gene expression

信息素是在动物个体之间的信息传递中起关键作用的分子,已有的研究表明,西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的蜂王信息素(queen mandibular pheromone, QMP)能改变成虫工蜂大脑的基因表达,而且这些基因表达的改变还能与其后续的行为相联系(Grozinger *et al*., 2003; Zayed and Robinson, 2012)。另有研究发现,蜜蜂的育雏信息素也能改变数百个基因的表达,并且这种改变与其在行为成熟过程中所起的作用是一致的(Alaux *et al*., 2009)。进一步研究发现,信息素可能是通过大规模调节与整合基因的表达,从而来影响其行为的改变。在果蝇中的研究发现,果蝇之间的社会接触(social interaction)会通过基因表达的改变从而对生殖和其他行为产生影响(Ellis and Carney, 2011)。

昆虫性信息素是由昆虫释放,用以引诱同种异性个体交配的一种或几种化合物,一般由雌性释放,但也有由雄性释放(Leal *et al*., 1995; Nieberding *et al*., 2008; Roberts *et al*., 2010)。性信息素的识别主要是通过嗅觉系统,蛾类在长期的进化过程中形成了复杂的嗅觉系统,依赖其指导繁殖,种内竞争、觅食及宿主识别等一系列行为(Hallem *et al*., 2006)。在昆虫识别气味时,嗅觉系统中的气味结合蛋白(odorant binding protein, OBP)和气味受体(olfactory receptor, OR)等参与了该过程。外界疏水性气体分子通过触角嗅觉感器表皮上的微孔进入亲水性淋巴液后与 OBP 结合,在其协助下被溶解并转运至嗅觉神经元树突后,与气味受体(OR)结合,通过信号传递引发下游的行为反应(乔奇等,2008)。在该过程中,OR 起到了识别气味分子和传递信号的重要作用,而 OBP 中包含的性信息素结合蛋白(pheromone binding proteins, PBPs)和触角结合蛋白(antennal binding proteins, ABPs)(王桂荣等,2002)则起到了运输气味分子的作用。其中 PBPs 被认为是一种能够专一性地与性信息素结合,并通过感器淋巴液(sensillum lymph)将性信息素转移至受体的结合蛋白(张婷等,2012)。ABPs 则是在触角中特异表达的气味结合蛋白,但它与 PBPs 和普通气味结合蛋白(general odorant binding proteins, GOBPs)的同源性较低,且在亲水和疏水区域的分布上也有区别。

斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 属鳞翅目夜蛾科,是一种危害严重的杂食性农业害虫。它取食的宿主种类繁多且地域分布极其广泛(Chand and Tripathi, 2008),更重要的是它能依靠蛾类高度进化的性信息素交配系统,远距离感知异性并靠近和进行交配。在一系列的取食和交配活动中,斜纹夜蛾通过 PBPs 和 ABPs 来传递气味分子,而后通过 OR 识别环境中的气味分子,因而它们在直接调控斜纹夜蛾的行为中发挥了关键作用。斜纹夜蛾能够很好地凭借 OR 感知多变的寄主范围和地理环境(如温湿度、海拔)下的不同气味,因此研究斜纹夜蛾嗅觉系统中的这些蛋白分子具有很重要的意义。在害虫防治中,也可通过研究它的嗅觉系统,开发出无污染、毒性低的昆虫趋避剂,通过扰乱昆虫嗅觉系统,降低它们寻找寄主及配偶的能力,达到生物防治的目的(Wei *et al*., 2004)。

信息素能够通过改变神经应答阈值从而引起生物体行为的改变,然而对于它为什么会引起行为变化的分子机理却知之甚少。以往研究表明性信息素与蛾类异性识别和交配行为密切相关,推测它能通过其信息素结合蛋白的运输后直接作用于气味受体来影响生物体。另外由于昼夜和四季交替,昆虫为了更好地适应环境,其生理活动和外在行为形成了周期性的节律特征(Kaissling, 2009)。昆虫通过调节生物钟基因的产物来调节自身的节律,而这种节律性在昆虫的嗅觉器官中也得到了体现。例如通过测定果蝇和蟑螂的触角电位,发现它们对宿主等相关气味的反应表现出了很强的节律性,因而推测生物节律在昆虫嗅觉行为的调节方面起到了重要作用(Krishnan *et al*., 1999; Page and Koelling, 2003; 涂小云和陈元生, 2013)。又如蛾类通过嗅觉依赖的性信息素交配主要发生在暗期。还有研究表明某些蛾类交配时间与寄主植物有关,如水稻种群中的二化螟 *Chilo suppressalis* 交配高峰在暗期 4.5 h,而茭白种群则为暗期 7.0 – 7.5 h,而这种对于水稻和茭白的寄主选择性依然依赖于嗅觉系统(孙丽娟等,2002)。这些现象都表明,生物钟在昆虫嗅觉行为的调节中扮演着重要的角色。因此,为深入了解性信息素信号传递的分子机理,本研究通过实时定量 PCR(qRT-PCR)检测斜纹夜蛾触角中的 *abp*, *pbp* 和

or 不同时间的表达水平，以及性信息素化合物对表达的影响，并结合田间试验数据，探索性信息素、气味结合蛋白和受体基因的表达水平与行为之间的关系。

1　材料与方法

1.1　样品的采集

斜纹夜蛾采集地点位于上海市奉贤区星火农场境内（34°51′N，121°34′E，海拔 4～8 m）。在十字花科作物旁悬挂夜蛾诱捕器（宁波纽康生物技术公司，型号 PT-NT），内安装 PVC 信息素诱芯，其成分为 *Z*9，Z11-14：OAc 和 *Z*9，*Z*12-14：OAc 混合物（宁波纽康生物技术公司生产，型号 SL02-SP）。2012 年 7 月月间进行诱捕，设置诱芯的次日早上 7：00 时收集诱捕的活的雄性斜纹夜蛾成虫并直接转移至实验室内饲养，室温下饲喂 10% 蔗糖水，然后即用于实验。

1.2　样品处理及收集

将田间诱捕到的雄性斜纹夜蛾分为两组放于不同房间内，两房间相隔较远可忽略屋内气体分子的交换。在实验组房间内放入人工合成的斜纹夜蛾性信息素诱芯（宁波纽康生物技术有限公司），对照组不做任何处理。从收集到成虫的当日 13：00 时开始至次日 13：00 时的 24 h 内，每隔 2 h 分别收集雄虫触角，每组取 20 对触角作为一重复，设置 3 个重复。将收集的雄虫触角放入 Trizol 中冰上研磨，－80℃冻存。

1.3　RNA 提取及 cDNA 的合成及定量 PCR

根据实验手册用 RNAiso Plus［宝生物工程（大连）有限公司］提取总 RNA。提取的 RNA 溶于 DEPC 处理水后经 Nanodrop 1000（Thermo Fisher）测定浓度，然后按照反转录实验手册使用 PrimeScript RT-PCR 试剂盒（TaKaRa）合成 cDNA。cDNA 的合成采用 20 μL 反应体系，具体包括 1 μg 总 RNA，1 μL Prime-Script™ 酶混合物，1 μL Oligo dT 引物（浓度为 50 μmol/L），4 μL 5×PrimeScript™ 缓冲液，然后加去离子水到总体积 20 μL。反应在 PCR 仪上进行，所用的条件为：37℃ 条件下 25 min，然后 85℃ 5 s 终止反应。所有样品均设置 3 个生物学重复。

我们参考转录组测序的分析结果（Feng *et al.*，未发表资料），选择雌雄表达有显著差异的 *Slabp* 基因和已知的性信息素结合蛋白基因 *Slpbp*1，以实验组和对照组不同时间点的 cDNA 为模板，用实时定量 PCR（quantitative real-time PCR，qRT-PCR）对每隔 2 h 取样的斜纹夜蛾触角检测在雄性斜纹夜蛾中有较高表达水平的 *abp*，*pbp*1，*or*1，*or*3，*or*13，*or*14，*or*18，*or*22，*or*25，*or*27，*or*54，*or*56，*or*74 及 *or*83（*oroc*）基因的表达水平。选择在不同处理及时间点都能稳定表达的 *SlactQ* 作为看家基因。引物序列见表 1。实时定量 PCR 反应采用 20 μL 体系，包括 10 μL SYBR Premix ExTaq 混合物［宝生物工程（大连）有限公司］，每种引物各 0.4 μL，2.0 μL 经稀释

表 1　实时荧光定量 PCR（qRT-PCR）引物

Table 1　Primers of quantitative real-time PCR（qRT-PCR）

引物名称 Primer name	5′引物 5′ Primer	3′引物 3′ Primer
SlituabpQ	GCGCTGGTAGAGAAGGTCAA	CAGTACAGCCTCGATGTCCA
Slitupbp1Q	CTACTGGCGCGAAGACTACC	GTCGTCCATGAGGTCCAACT
Slituor1Q	GTGGGTAATAGATGGATGGC	AGGCGGCGATAGCATTCATA
Slituor3Q	GCTGCCAAATCGGTTCATAT	AGTCTCCATCGCATGTTCAG
Slituor13Q	CGAGAACTTCCCAAAACCAG	TCCAGGAGCAAAAGACATCC
Slituor14Q	GCGTTATTTACCCCTGACGA	CAATGCCAAGAGGTTTCACA
Slituor18Q	GATTCCCAACGACTTGTACCTC	CCCAGTCAGAATCATCTCCTTC
Slituor22Q	GGTTGGCATCAGTTCTCCAT	AAGCAGCATTGACCACACAG
Slituor25Q	CGCCATGTCAGATGTATTCG	CTGCCGACCAGTTCAAAAAT
Slituor27Q	CCCAAATATCATGGGTTTGC	GGCAAGGGATCATATAGGTTACA
Slituor54Q	ATGCTTGGATGCCCTAACTG	ATGGCACACATCAGGTTGAA
Slituor56Q	GTGCGGATGGGAGTATGAGT	CGCGTGAGTAGCAGCAGTAT
Slituor74Q	TTACCGTATCCTGCGATTCC	TCCATTTCTTTTTCGCCAAC
Slituor83Q	TGCCCTGCTGTTCCACA	GAGTAGGCGGCTTCCA
slituactQ	TGAGACCTTCAACTCCCCCG	GCGACCAGCCAAGTCCAGAC

20 倍的 cDNA。无模板对照用 DEPC 水代替 cDNA 模板，其余用 cDNA 作为模板。每个样品均重复 3 次。qRT-PCR 在实时定量 PCR 仪（Bio-Rad）上完成，每个 PCR 反应体系为 20 μL，其中包括 SYBR Premix ExTaq（2×）10 μL，正向引物（10 μmol/L）0.4 μL，反向引物（10 μmol/L）0.4 μL，cDNA 2 μL，dH_2O（灭菌蒸馏水）7.2 μL。采用两步法 qPCR 扩增程序：预变性 94℃ 1 min；PCR 反应：94℃ 15 s；58℃ 40 s，45 轮循环。所有的定量 PCR 数据用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$方法进行分析。

1.4 田间诱捕电子自动计数系统记录诱虫数量

田间诱捕试验于 2012 年 7 月进行，地点位于上海市奉贤区星火农场境内（34°51′N，121°34′E，海拔 4～8 m）。在十字花科作物旁悬挂夜蛾诱捕器（宁波纽康生物技术公司生产，型号 PT-NT），内安装 PVC 信息素诱芯，其成分为 *Z*9，*Z*11-14：OAc 和 *Z*9，*Z*12-14：OAc 混合物（宁波纽康生物技术公司生产，型号 SL02-SP）。试验设置 6 个诱捕器，每个诱捕器按平均每亩 1 个的距离放置。诱捕虫数通过电子自动计数系统每小时记录（宁波纽康生物技术公司生产，型号 SHW-NMT-02）。试验持续时间约 7 d。

1.5 数据分析

SPSS19.0（IBM-SPSS，Somers，NY，USA）对定量数据进行最小显著差数法（least significant difference，LSD）多重比较，并用 Excel 作图。

2 结果

2.1 性信息素对斜纹夜蛾 *ABPx* 和 *PBP*1 表达的影响

qRT-PCR 结果表明，在没有使用性信息素的情况下，性信息素结合蛋白基因 *Slpbp*1 的表达在21：00和 9：00 时均有一个显著的高峰，尤其是 9：00 时，其表达倍数甚至高达 450 倍，*Slabp* 也有较为类似的情况（图 1）。然而，当用斜纹夜蛾性信息素处理以后，无论是 *Slpbp*1 还是 *Slabp* 的表达水平在9：00 和 21：00时这两个时间点均有极显著的下降（图 1）。尤其是 9：00 时，*Slabp* 几乎没有表达，而 *Slpbp*1 的表达水平也下降的到未处理时的 1/3 左右（图 1），即表达量未处理时大量上升的 *Slpbp*1 和 *Slabp* 在 9：00 和 21：00 时这两个时间点显著下降。性信息素处理后，*Slabp* 与 *Slpbp*1 在 3：00 时有显著的变化（图 1）。*Slabp* 在此时表达量几乎为零，而 *Slpbp*1 表达量则显著上升（图 1）。

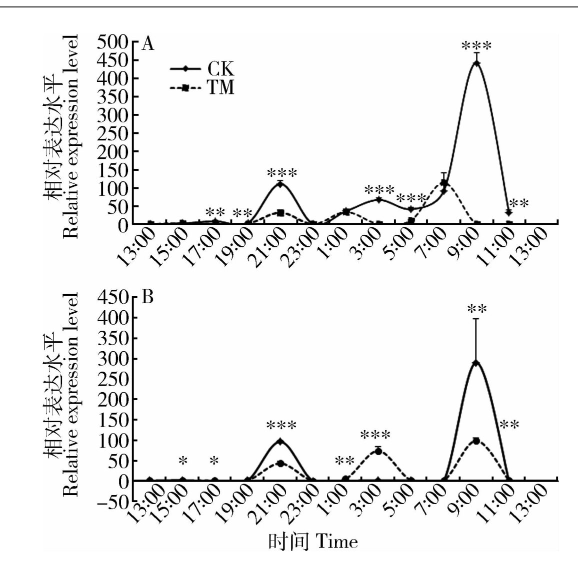


图 1 性信息素对斜纹夜蛾雄蛾 *abp*（A）和 *pbp*1（B）表达的影响

Fig. 1 Effect of sex pheromone on the expression profiles of *abp* (A) and *pbp*1 (B) in *Spodoptera litura* male adults

TM：性信息素处理 Pheromone treatment（*Z*9，*Z*11-14：OAc + *Z*9，*Z*12-14：OAc）；CK：对照（不作任何处理）Control (without treatment). 同一时间对照和处理间进行比较。The comparison was made between the treatment and the control at the same time. * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$ (LSD 检验 LSD test).

2.2 性信息素对斜纹夜蛾 OR 基因表达的影响

我们对经过性信息素处理的斜纹夜蛾雄蛾触角样品和对照的触角样品进行 qRT-PCR 检测的比较分析发现，*Slor*3 和 *Slor*18 在较短时间内被诱导，而 *Slor*25 则在大部分时间点都有较高水平的诱导（图 2），而且部分基因在 5：00 到 9：00 时与对照相比较有显著的提高。我们根据其变化趋势，可以大致分为 3 大类：第 1 大类中：未处理时 *or*3，*or*13 和 *or*54 的表达高峰期，在经性信息素处理后反而下降，而在未处理时表达量很低的时间点其表达量则上升；第 2 大类中 *or*1，*or*25，*or*56，*or*18 和 *or*83 除了个别时间点表达量不变或者小幅度下降以外，其余大多数时间段内表达量都显著上升；第 3 大类则和第 2 大类相反，具体包括 *or*27，*or*14，*or*74 和 *or*22，除了个别时间点表达量保持不变或者小幅度上升外，其余大多数时间点内表达量均大幅度下降。

2.3 田间诱芯引诱斜纹夜蛾

记录田间性信息素诱捕器在一天中不同时间段内诱捕的雄蛾数量，我们发现斜纹夜蛾雄虫的诱捕量从每日 18：00 时开始，至次日 8：00 时结束。在诱捕斜纹夜蛾的时间段内，发现了两个诱捕高峰期，即 18：00－19：00 和次日 1：00－2：00 时。其余时间段能也能诱捕到斜纹夜蛾，但数量相对较少（图 3）。

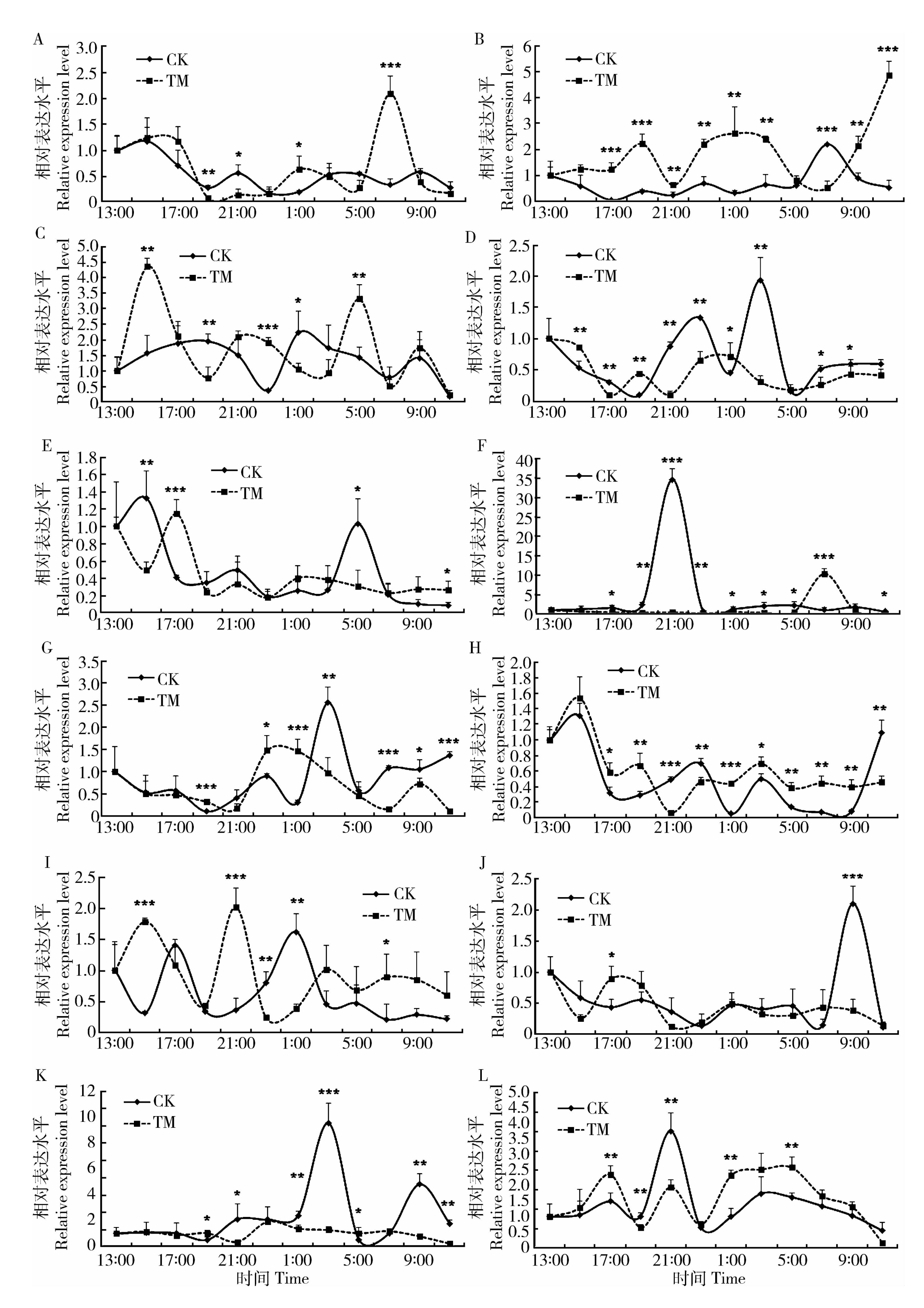


图 2　性信息素对斜纹夜蛾雄蛾 12 个 *or* 基因表达的影响

Fig. 2　Effect of sex pheromone on the expression profiles of 12 *or* genes in *Spodoptera litura* male adults

A：*Slor*1；B：*Slor*25；C：*Slor*3，D：*Slor*27；E：*Slor*13；F：*Slor*54；G：*Slor*14；H：*Slor*56；I：*Slor*18；J：*Slor*74；K：*Slor*22；L：*Slor*83. TM：性信息素处理 Pheromone treatment（*Z*9，*Z*11-14：OAc + *Z*9，*Z*12-14：OAc）；CK：对照（不作任何处理）Control（without treatment）. 同一时间对照和处理间进行比较。The comparison was made between the treatment and the control at the same time. * $P<0.05$；** $P<0.01$；*** $P<0.001$（LSD 检验 LSD test）.

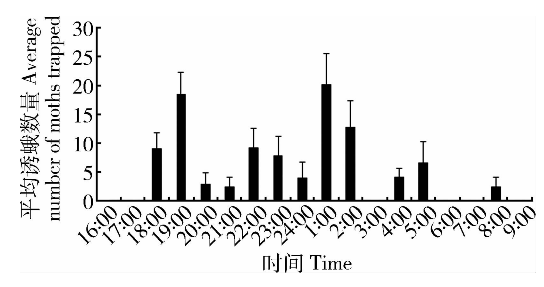


图 3 田间诱芯引诱斜纹夜蛾雄蛾数量的动态变化(上海奉贤,2012 年 7 月)

Fig. 3 Dynamic changes of the amount of *Spodoptera litura* male adults trapped by sex pheromone trapping in the field (Fengxian, Shanghai, July, 2012)

3 讨论

3.1 性信息素相关基因表达对昆虫嗅觉系统及行为的影响

我们发现在性信息素的作用下,斜纹夜蛾嗅觉系统中运输及识别性信息素的相关蛋白(PBP, ABP 和 OR)基因较无信息素处理下表达水平发生显著变化。我们知道基因在生物体不同发育龄期和组织中表达水平常具有差异,然而由于外界因素导致基因表达水平变化的研究却很少。如前所述,蜜蜂中育雏信息素(brood pheromone)和蜂王信息素都能通过大脑基因的表达来影响其行为。在实验室风洞行为测定中,预先经历性信息素化合物的刺激提高雄蛾对性信息素反应的敏感性,即使在 1 d 后,雄蛾还是更容易定向飞行或爬行至气味源(Anderson *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2007),同时电生理记录显示提高了触角叶神经元对性信息素的反应(Anderson *et al.*, 2007)。一般认为这样的预先刺激处理的影响发生在脑部,但进一步的电生理记录表明雄蛾的这种预先性信息素刺激提高了周缘神经系统对性信息素的反应(Guerrieri *et al.*, 2012)。然而性信息素对基因表达的影响目前尚未见报道,因此,本论文是首次报道性信息素作用下斜纹夜蛾嗅觉系统中相关蛋白基因的表达,并结合性信息素诱捕试验探究雄虫的行为活动。

从田间诱捕到雄性斜纹夜蛾的时间段均处在暗期,这与蛾类交配主要发生在暗期的理论是一致的(Krishnan *et al.*, 1999)。由于不同时间段内诱捕数量可以间接的反映斜纹夜蛾该时间段内的求偶能力,因此,斜纹夜蛾在性信息素存在的情况下,一天内出现了两个高峰期。由于性信息素的影响,并考虑到雄虫对雌性信息素的感受依赖其嗅觉系统,推测对于这种求偶行为的节律性是由嗅觉系统中 *pbp* 和 *or* 基因的节律性引起的。

3.2 性信息素对其相关蛋白表达的影响

斜纹夜蛾在正常情况下,在 9:00 和 21:00 时两个时间点,*pbp* 和 *abp* 表达水平上升,且 9:00 时表达量是 21:00 时的 3.5 ~4 倍,而在其余时间段内几乎没有表达。从该结果中,我们可以看出它们的表达具有较为明显的节律性。通过野外诱捕试验我们可以看出,斜纹夜蛾的交配时间段开始于每日 18:00 时并结束于次日 8:00 时,将二者结果结合起来看,我们可以认为当斜纹夜蛾在 18:00 时开始交配后,由于 PBP 和 ABP 与性信息素结合,导致其含量的减少,因而斜纹夜蛾在 21:00 时开始合成 PBP 和 ABP 蛋白,用于补充其降低的量。然而由于暗期斜纹夜蛾体内能量主要用于交配,因而它不会持续地高水平合成 PBP 和 ABP 蛋白。当到达 9:00 时后,暗期的交配高峰结束,此时雄蛾触角中的信息素结合蛋白基本耗尽,因而此刻达到了合成的高峰时期,用于补充并为次日晚上的交配行为做准备。在性信息素处理下,雄蛾周围性信息素含量急剧升高,因而与性信息素结合的 PBP 和 ABP 蛋白消耗也快,为了应对 PBP 含量的不足,它处于了一个持续合成的过程。

气味受体 OR 在蛾类中,主要起到识别气味分子并向下游传递信号的功能。OR 表达水平随着时间的变化具有很强的节律性,但不同 OR 的节律性并不相同。这也许是由于它们识别气味的侧重点不同,例如有的 OR 主要识别寄主气味,有的则用于识别性信息素。然而并没有研究表明不同 OR 只能专一性地识别特定的一类气味,但是我们依然可以发现 *or*27, *or*54, *or*14, *or*18 和 *or*83 在暗期的表达水平较光期高,也许它们更主要是用于识别具有长链脂肪酸酯类衍生物类型的性信息素气味分子,而其他几个则侧重于识别其他气味。针对不同受体表达量不同的情况,可能不同的性信息素受体识别不同的性信息素组分。例如欧洲玉米螟中有多种性信息素组分,而 Onuor6 只能识别 *Z*11-14OAc。此外,同一时间点用于识别不同性信息素组分的多个性信息素受体基因的表达量也存在差异,这与以往的研究也是符合的。例如 *O. scapulalis* 中鉴别的 6 个性信息素受体当中,*Oscaor*4 表达量为 32%,其余的如 *Oscaor*3 等则依次减少。

性信息素处理后,不同 *or* 基因表达的变化趋势不同。我们根据性信息素处理后 *or* 基因表达水平

的变化规律分为 3 大类。第 1 大类包含 *or*3，*or*13 和 *or*54，它们经过性信息素处理后，未处理时的表达高峰期在经过性信息素处理后反而下降，而未处理时表达量很低的时间点则上升。然而，对比对照组和处理组 *or* 的表达曲线，我们发现它总的变化趋势是不变的，因而我们可以理解为性信息素处理改变了它们的表达时间，使得本应该出现的表达高峰期提前或者推迟了，但其变化的总趋势没有改变。第 2 大类中 *or*1，*or*25，*or*56，*or*18 和 *or*83 经性信息素处理后，我们发现除了个别几个时间点 *or* 的表达水平不变或者小幅度下降外，其余大部分时间段表达水平都是上升的，这可能是由于它们与性信息素的识别有着直接和密切的关系，由于性信息素分子的增多，需要更多的 OR 和性信息素分子去结合、识别并传递下游信号。第 3 大类中 *or*27，*or*14，*or*74 和 *or*22 经处理后，除部分时间点表达量不变或者小幅度升高外，大多时间段内表达量显著下降，即经性信息素处理后 *or* 基因的表达总体的变化趋势为下降。OR 本来是用于识别气味分子的，经性信息素处理后反而下降，对此的解释是它们也许对性信息素分子不是很敏感，或者可识别其他气味分子。这一系列发现在性信息素的迷向和群集诱杀的田间应用中具有重要的指导意义。

参考文献（References）

Alaux C, Le Conte Y, Adams HA, Rodriguez-Zas S, Grozinger CM, Sinha S, Robinson GE, 2009. Regulation of brain gene expression in honey bees by brood pheromone. *Genes Brain and Behavior*, 8(3): 309 – 319.

Anderson P, Hansson BS, Nilsson U, Han Q, Sjöholm M, Skals N, Anton S, 2007. Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth. *Chem. Senses*, 32(5): 483 – 491.

Anderson P, Sadek MM, Hansson BS, 2003. Pre-exposure modulates attraction to sex pheromone in a moth. *Chem. Senses*, 28(4): 285 – 291.

Chand NK, Tripathi AK, 2008. Biology of *Spodoptera litura* (Fab.) on different host plants. *Proceedings of the Zoological Society of India*, 7: 57 – 61.

Ellis LL, Carney GE, 2011. Socially-responsive gene expression in male *Drosophila melanogaster* is influenced by the sex of the interacting partner. *Genetics*, 187(1): 157 – 169.

Grozinger CM, Sharabash NM, Whitfield CW, Robinson GE, 2003. Pheromone-mediated gene expression in the honey bee brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(Suppl. 2): 14519 – 14525.

Guerrieri F, Gemeno C, Monsempes C, Anton S, Jacquin-Joly E, Lucas P, Devaud JM, 2012. Experience-dependent modulation of antennal sensitivity and input to antennal lobes in male moths (*Spodoptera littoralis*) pre-exposed to sex pheromone. *J. Exp. Biol.*, 215(13): 2334 – 2341.

Hallem EA, Dahanukar A, Carlson JR, 2006. Insect odor and taste receptors. *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 113 – 135.

Kaissling K, 2009. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model revised. *Journal of Comparative Physiology A – Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 195(10): 895 – 922.

Krishnan B, Dryer SE, Hardin PE, 1999. Circadian rhythms in olfactory responses of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 400(6742): 375 – 378.

Leal WS, Shi X, Nakamuta K, Ono M, Meinwald J, 1995. Structure, stereochemistry, and thermal isomerization of the male sex pheromone of the longhorn beetle *Anaglyptus subfasciatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92(4): 1038 – 1042.

Nieberding CM, de Vos H, Schneider MV, Lassance JM, Estramil N, Andersson J, Bång J, Hedenstråm E, Löfstedt C, Brakefield PM, 2008. The male sex pheromone of the butterfly *Bicyclus anynana*: towards an evolutionary analysis. *PLoS ONE*, 3(7): e2751.

Page TL, Koelling E, 2003. Circadian rhythm in olfactory response in the antennae controlled by the optic lobe in the cockroach. *Journal of Insect Physiology*, 49(7): 697 – 707.

Roberts SA, Simpson DM, Armstrong SD, Davidson AJ, Robertson DH, McLean L, Beynon RJ, Hurst JL, 2010. Darcin: a male pheromone that stimulates female memory and sexual attraction to an individual male's odour. *BMC Biol.*, 8: 75.

Sun LJ, Dai HG, Yi WX, Lu YQ, 2002. The adult emergence rhythm and mating rhythm of rice host population and water-oats host population of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*. *Entomological Knowledge*, 39(6): 421 – 423. [孙丽娟，戴华国，衣维贤，陆永钦，2002. 二化螟水稻种群与茭白种群成虫羽化节律和交配节律的研究. 昆虫知识，39(6): 421 – 423]

Tu XY, Chen YS, 2013. Circadian behavioral rhythms in moths. *Biological Disaster Science*, 36(1): 18 – 21. [涂小云，陈元生，2013. 蛾类昆虫行为节律. 生物灾害科学，36(1): 18 – 21]

Wang GR, Guo YY, Wu KM, 2002. Progress in the studies of antenna odorant binding proteins of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 131 – 137. [王桂荣，郭予元，吴孔明，2002. 昆虫触角气味结合蛋白的研究进展. 昆虫学报，45(1): 131 – 137]

Wei HY, Huang Y, Du J, 2004. Sex pheromones and reproductive behavior of *Spodoptera litura* (Fabricius) moths reared from larvae treated with four insecticides. *J. Chem. Ecol.*, 30(7): 1457 – 1466.

Zayed A, Robinson GE, 2012. Understanding the relationship between brain gene expression and social behavior: lessons from the honey bee. *Annual Review of Genetics*, 46: 591 – 615.

Zhang T, Liu NY, Dong SL, 2012. cDNA cloning, tissue distribution and ligand binding characteristics of antennal binding protein 2 from the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Acta Entomologica Sinica*, 55(5): 499 – 509. [张婷，刘乃勇，董双林，2012. 甜菜夜蛾触角结合蛋白Ⅱ的 cDNA 克隆、组织分布及配体结合特性分析. 昆虫学报，55(5): 499 – 509]

（责任编辑：赵利辉）